UNIVERSITÉ DE TOULOUSE
FACULTÉ MIXTE DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE
ANNÉE 1963 N° 53

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'INNERVATION MOTRICE DES FUSEAUX NEURO-MUSCULAIRES CHEZ LE CHAT

THÈSE

PRÉSENTÉE POUR LE DOCTORAT EN MÉDECINE

devant être soutenue en Juin 1963

PAR

Françoise EMONET-DENAND
Monitrice de Physiologie
Externe des Hôpitaux

MEMBRES DU JURY

MM.	Yves LAPORTE	*Président*
	GERAUD POULHES PLANEL	*Assesseurs*
	MONTASTRUC	*Suppléant*

Imprimerie Édouard Privat
14, rue Idrac — Toulouse

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546523_0069

UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE

TABLEAU DU PERSONNEL

Doyen : M. LAZORTHES.
1er Assesseur : M. BLANC.
2e Asssesseur : M. SOREL.
Doyens honoraires : MM. GORSE, CALVET, LEFEBVRE, BRUSTIER.
Professeurs honoraires : MM. RIBAUT, VALLOIS, TAPIE, DELAS, RISER.

SECTION MÉDECINE

PROFESSEURS

Clinique médicale	M. MÉRIEL
Clinique médicale	M. GADRAT
Clinique chirurgicale et gynécologique	M. FABRE (P.)
Clinique chirurgicale et du cancer	M. GRIMOUD
Clinique chirurgicale infantile et orthopédie	M. VIRENQUE
Clinique médicale de la 1re Enfance	M. BARDIER
Clinique des maladies cutanées et syphilitiques	M. BAZEX
Clinique des maladies de la tuberculose et pathologie interne	M. MOREL
Clinique des maladies des voies urinaires	M. LHEZ
Clinique médicale infantile et puériculture	M. SOREL
Clinique neurologique et psychiatrique	M. GÉRAUD
Clinique obstétricale	M. GUILHEM
Clinique ondo-stomatologique	M. CADENAT
Clinique ophtalmologique	M. CALMETTES
Clinique O.R.L. et chirurgie maxillo-faciale	M. CALVET
Clinique rhumatologique	M. RUFFIÉ (R.)
Clinique traumatologique des membres	M. RIEUNAU
Accouchement et obstétricie sociale	M. PONTONNIER
Anatomie	M. LAZORTHES
Anatomie appliquée	M. POUILHÈS
Anatomie pathologique	M. FABRE (J.)
Bactériologie, Hygiène et Médecine sociale	M. ANDRIEU
Chimie biologique	M. VALDIGUIÉ
Electro-radiologie	M. MARQUÈS
Embryologie générale	M. BROUSSY (J.)
Histologie	M. BIMES
Hydrologie thérapeutique et climatologie	M. DARNAUD
Médecine légale et médecine du travail	M. PLANQUES
Médecine sociale	M. BONHOURE
Parasitologie	M. BOUISSET
Pathologie chirurgicale	M. DAMBRIN
Pathologie générale et médecine expérimentale	M. SENDRAIL
Physico-chimie	M. AUVERGNAT
Physiologie	M. LAPORTE (Y.)
Physiologie appliquée et pharmacologie	M. BAISSET
Physique biologique et médicale	M. BUGNARD
Propédeutique médicale	M. LAPORTE (J.)
Thérapeutique	M. DARDENNE

PROFESSEURS A TITRE PERSONNEL

Anatomie générale et comparée	M. COULOUMA
Bactériologie	Mme ENJALBERT

PROFESSEURS SANS CHAIRE

Biochimie médicale	M. DOUSTE-BLAZY
Histologie et Embryologie	M. PLANEL
Ophtalmologie	M. DÉODATI
Parasitologie	M. RUFFIÉ (J.)
Physiologie	M. MONTASTRUC
Physique médicale	M. BRU

MAITRES DE CONFÉRENCES AGRÉGÉS

Anatomie	M. Bastide
Anatomie pathologique	M. Bouissou
Anesthésiologie	M. Lareng
Carcinologie	M. Estrade
Chirurgie générale	M. Gedeon
Electroradiologie	M. Pons
Hématologie	M. Ducos
Histologie et Embryologie	M. Guilhem (A.)
Médecine générale	M. Monnier
Oto-Rhrino-Laryngologie	M. Claux
Pathologie expérimentale	M. Gleizes
Physiologie	M. Bessou
Physique médicale	M. Commanay

AGRÉGÉS

Médecine générale	M. Ribaut
Médecine générale	M. Calazel
Médecine générale	M. Rascol
Médecine générale	M. Le Tallec
Médecine générale	M. Ribet
Chirurgie générale	M. Enjalbert
Chirurgie générale	M. Ficat
Chirurgie générale	M. Pasquié
Chirurgie générale	M. Souquet
Chirurgie générale	M. Sarrazin
Chirurgie générale	M. Gaubert
Dermatologie et syphiligraphie	M. Dupré
Hydrologie	M. Denard
Médecine légale	M. Grèzes-Rueff
Neurochirurgie	M. Espagno (J.)
Neurologie et Psychiatrie	M. Gayral
Obstétrique	M. Espagno (G.)
Ophtalmologie	M. Bec
Pneumo phtisiologie	M. Delaude

AGRÉGÉS LIBRES

Anatomie	M. Thomas
Pathologie chirurgicale	M. Dieulafé

SECTION PHARMACIE

PROFESSEURS

Botanique et cryptogamie	Mme Dulucq-Mathou
Chimie analytique, toxicologique et hygiène industrielle	M. Bourron
Chimie pharmaceutique	M. Blanc
Matière médicale	M. Vincent
Pharmacie chimique et pharmacodynamie	M. Caujolle
Pharmacie galénique	M. Stanislas
Zoologie	M. Roux

PROFESSEURS A TITRE PERSONNEL

Pharmacie	M. Couturier

PROFESSEURS SANS CHAIRE

Microbiologie	M. Breuillaud
Sciences naturelles	Mme Caujolle
Sciences physiques	M. Pitet

MAITRES DE CONFÉRENCES AGRÉGÉS

Toxicologie	M. Broussy (G.)

PERSONNEL ADMINISTRATIF

Secrétaire principal	M. Roche
Secrétaire	M. Berrut

La Faculté déclare n'être pas responsable des opinions émises par les candidats.
(Délibération en date du 12 mai 1891.)

UNIVERSITÉ DE TOULOUSE
FACULTÉ MIXTE DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE
ANNÉE 1963 N° 53

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'INNERVATION MOTRICE DES FUSEAUX NEURO-MUSCULAIRES CHEZ LE CHAT

THÈSE

PRÉSENTÉE POUR LE DOCTORAT EN MÉDECINE

devant être soutenue en Juin 1963

PAR

Françoise EMONET-DENAND

Monitrice de Physiologie
Externe des Hôpitaux

MEMBRES DU JURY

MM.	Yves LAPORTE	*Président*
	GERAUD POULHES PLANEL	*Assesseurs*
	MONTASTRUC	*Suppléant*

Imprimerie Édouard Privat
14, rue Idrac — Toulouse

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

A MES PARENTS

A NOTRE MAITRE ET PRÉSIDENT DE THÈSE

MONSIEUR LE PROFESSEUR Yves LAPORTE,
Professeur de Physiologie.

Après nous avoir accueillie dans votre laboratoire, vous nous avez initiée à la recherche neurophysiologique en nous faisant participer à vos travaux.

Nous nous permettons de vous exprimer notre profonde reconnaissance pour l'enseignement que vous nous avez patiemment dispensé et la confiance que vous nous avez sans cesse accordée.

A NOS JUGES :

MONSIEUR LE PROFESSEUR GÉRAUD,
Professeur de Clinique Neurologique et Psychiatrique,
Médecin des Hôpitaux,
Membre titulaire de la Société Française de Neurologie,
Chevalier de la Légion d'Honneur.

Nous sommes très honorée de votre présence dans le Jury de notre thèse. Soyez assuré de notre profonde gratitude.

MONSIEUR LE PROFESSEUR POULHES,
Professeur d'Anatomie Appliquée,
Chirurgien des Hôpitaux.

Veuillez accepter ici l'expression de notre fidèle reconnaissance pour toute l'aide que vous nous avez accordée dans des moments difficiles.

MONSIEUR LE PROFESSEUR PLANEL,
Professeur à la Faculté.

Avec nos remerciements pour votre bienveillante sollicitude.

MONSIEUR LE PROFESSEUR MONTASTRUC,
Professeur à la Faculté,
Directeur de l'Institut Régional d'Education Physique.

Veuillez être assuré de toute notre reconnaissance pour l'enseignement et les conseils que vous nous avez prodigués.

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DE L'INNERVATION MOTRICE DES FUSEAUX NEURO-MUSCULAIRES CHEZ LE CHAT

AVANT-PROPOS

Les recherches qui font l'objet de cette thèse ont été commencées, il y a huit mois, au Laboratoire de Physiologie de la Faculté de Médecine de Toulouse. Elles sont le résultat d'un travail réalisé en commun avec M. le Professeur LAPORTE, Professeur de Physiologie, et M. le Professeur BESSOU, Maître de Conférences Agrégé de Physiologie.

A M. le Professeur Yves LAPORTE, Professeur de Physiologie, je me permets d'exprimer ma profonde gratitude. Depuis deux ans, il m'a initiée à la recherche neurophysiologique en me faisant progressivement participer à ses travaux et en m'assurant de son enseignement clair, précis et patient.

C'est à M. le Professeur BESSOU, Maître de Conférences Agrégé de Physiologie, que je dois d'avoir connu le laboratoire. Je le remercie aussi de m'avoir montré, en toute circonstance, l'importance de chaque détail dans la réalisation complète d'un travail.

Que M. le Professeur BAÏSSET, Professeur de Physiologie Appliquée et de Pharmacologie, et M. le Professeur MONTASTRUC, Professeur à la Faculté, Directeur de l'Institut Régional d'Education Physique, veuillent croire à ma reconnaissance pour leurs enseigements, leurs conseils et leurs encouragements.

Je remercie M^me^ CARRÈRE, Collaboratrice technique au C.N.R.S., M. FAGES, Technicien d'électro-mécanique, et M. VIGNES, Aide de Laboratoire spécialisé, de la collaboration qu'ils m'ont apportée dans la réalisation de ce travail.

INTRODUCTION

Les fuseaux neuro-musculaires des Mammifères ont fait l'objet, pendant ces vingt dernières années, de nombreux travaux histologiques et physiologiques qui ont permis de préciser leur structure et certaines de leurs propriétés. On peut aujourd'hui considérer comme acquis les points suivants :

Les fibres musculaires des fuseaux, ou fibres musculaires intrafusales, sont généralement de deux sortes (Cooper et Daniel, 1956; Walker, 1958; Boyd, 1960 et 1962 a et b; Swett et Eldred, 1960; Barker et Gidumal, 1961). Les unes, dites fibres à sac nucléaire, présentent une région équatoriale dépourvue de myofibrilles et remplie de noyaux : le sac nucléaire. Les autres, appelées fibres à chaîne nucléaire, plus courtes et plus fines, ne possèdent dans leur région équatoriale qu'une chaîne unique de noyaux. Les fibres à chaîne nucléaire sont plus nombreuses que les fibres à sac.

Les terminaisons sensitives des fuseaux sont également de deux types, primaire et secondaire (Boyd, 1959 et 1962 a et b; Barker et Cope, 1962).

Dans chaque fuseau on trouve une seule terminaison primaire encore appelée annulo-spirale, formée par des ramifications terminales qui entourent, les unes le sac nucléaire des fibres intrafusales à sac, les autres les chaînes nucléaires des fibres à chaîne. Les terminaisons primaires sont connectées à des fibres myélinisées de grand diamètre (fibres du groupe I) (Hunt et Kuffler, 1951 b).

Les terminaisons secondaires, appelées quelquefois terminaisons en inflorescence, font défaut dans certains fuseaux dits fuseaux simples (Ruffini, 1898). Leur nombre varie de un à cinq (Boyd, 1959, 1961 et 1962 b; Barker et Ip, 1961), mais le plus souvent on n'en trouve qu'une par fuseau. Leurs ramifications terminales sont en grande majorité situées sur les fibres musculaires intrafusales à chaîne (Boyd, 1959, 1962 a et b; Barker et Cope, 1962).

La plupart reposent sur les parties de ces fibres riches en myofibrilles. Les terminaisons secondaires sont connectées à des fibres afférentes myélinisées plus fines (fibres du groupe II) (Hunt, 1954).

Les propriétés physiologiques des terminaisons primaires et des terminaisons secondaires (voir Laporte, 1962) ont été mises en évidence par l'étude des décharges d'influx dans leurs fibres afférentes. Les terminaisons primaires donnent à la fois des informations sur la longueur (sensibilité statique) et sur la vitesse des changements de longueur du muscle (sensibilité phasique). Les terminaisons secondaires, dont le seuil d'activation par l'étirement est plus élevé que celui des terminaisons primaires, sont dépourvues de sensibilité phasique (Hunt, 1954; Cooper, 1959; Harvey et Matthews, 1961 b; Bessou et Laporte, 1962; Bianconi et Van der Meulen, 1963). Elles donnent seulement des informations de longueur limitées aux valeurs supérieures d'allongement musculaire.

On sait que *les fibres motrices fines*, dont le diamètre dans le nerf musculaire est compris entre 2 et 8 μ, innervent les fuseaux neuro-musculaires. Les travaux classiques de Leksell (1945), de Kuffler, Hunt et Quilliam (1951) et de Hunt et Kuffler (1951 a) ont en effet montré que la stimulation de ces fibres, appelées fibres γ par Leksell (1945) et fibres fusimotrices par Hunt et Paintal (1958), ne provoque pas la contraction des fibres musculaires extra-fusales mais entraîne une augmentation notable de la fréquence de décharge des terminaisons sensitives fusoriales. Cet effet est, selon toute vraisemblance, provoqué par la contraction des parties striées des fibres musculaires intra-fusales qui étirent le support des terminaisons sensitives.

Néanmoins, malgré le perfectionnement des techniques histologiques et physiologiques appliquées à leur étude, l'innervation motrice des fuseaux neuro-musculaires soulève encore des problèmes. Deux questions en particulier se posent :

a) *Les fibres musculaires intra-fusales à sac nucléaire et les fibres musculaires intra-fusales à chaîne nucléaire sont-elles ou non innervées par des fibres motrices distinctes ?*

Dans l'affirmative ceci impliquerait un contrôle distinct de la sensibilité phasique et de la sensibilité statique des terminaisons

primaires. Il est en effet vraisemblable que les ramifications terminales, de ces terminaisons annexées aux sacs nucléaires, sont responsables de la sensibilité phasique (Jansen et P. Matthews, 1961, 1962 a).

Boyd (1961, 1962 a et b), se basant sur les dissociations de fuseaux neuro-musculaires colorés au chlorure d'or, affirme que c'est le cas. D'après cet auteur, les fibres musculaires à sac sont innervées spécifiquement par des axones dont le diamètre mesuré à proximité immédiate des fuseaux est de 2,5 à 4,5 μ (axones $\gamma 1$), les fibres musculaires à chaîne nucléaire sont innervées par des axones qui, à leur entrée dans le fuseau, ont un diamètre compris entre 1,5 et 2 μ (axones $\gamma 2$). Boyd et Davey (1962), estiment que les axones $\gamma 1$ et $\gamma 2$ présents dans les fuseaux dérivent de deux groupes de fibres de diamètres distincts appartenant l'un et l'autre au groupe des fibres γ des nerfs musculaires. Par contre, Barker et Cope, (1962) dont les observations reposent sur les sections transversales sériées de fuseaux colorés au nitrate d'argent, s'ils admettent l'existence dans les fuseaux d'axones moteurs de diamètres différents, nient que les axones les plus gros se distribuent spécifiquement aux fibres à sac nucléaire et les axones les plus fins aux fibres à chaîne nucléaire.

Les observations physiologiques de Jansen et P. Matthews (1961, 1962 a et b), P. Matthews (1962), ainsi que celles de Appelberg (1962) sont en faveur d'un contrôle moteur distinct des deux sortes de fibres musculaires intra-fusales, mais leurs arguments ne sont pas décisifs.

b) *Les fibres nerveuses motrices des fibres musculaires squelettiques innervent-elles également des fuseaux neuro-musculaires?* ou, pour utiliser des termes plus spécialisés, les fibres motrices α qui innervent les fibres musculaires extra-fusales innervent-elles aussi des fibres musculaires intra-fusales?

Cette question se pose parce que, dans de nombreuses circonstances expérimentales où seules les fibres motrices sont stimulées, la pause classique des décharges fusoriales due au raccourcissement musculaire, est accompagnée ou même remplacée par une augmentation de la fréquence de ces décharges (Matthews, 1933; Leksell,

1945; Hunt et Kuffler, 1951 b; Granit, Pompeiano et Waltman, 1959 b; Rutledge et Haase, 1961). Certains auteurs estiment que cette activation des fuseaux neuro-musculaires par des fibres α est indirecte et qu'elle se fait par un intermédiaire qui pourrait être une augmentation de pression à l'intérieur du muscle ou un étirement temporaire de certains fuseaux par la contraction des fibres extra-fusales. D'autres auteurs, au contraire, considèrent que certaines de ces accélérations sont la conséquence d'une innervation des fuseaux par des fibres motrices α.

Les décharges fusoriales provoquées par la stimulation des fibres α sont de plusieurs types. Certaines sont contemporaines de la phase de contraction de la secousse, d'autres n'apparaissent qu'après le sommet de la secousse et leur temps de latence diminue lorsque la tension musculaire est augmentée (Hunt et Kuffler, 1951 b). D'autres enfin, appelées décharges précoces (Hunt et Kuffler, 1951 b), sont constituées par un nombre de pointes, variant de 1 à 5, dont la première peut précéder le début de l'augmentation de la tension enregistrée au niveau du tendon. Hunt et Kuffler (1951 b), sans avoir totalement exclu la possibilité d'une participation des fibres α à l'innervation des fuseaux, pensent, en se basant sur des expériences de division de racines ventrales, que toutes ces différentes formes de décharges trouvent leur origine dans la contraction des fibres extra-fusales (voir Hunt et Perl, 1960). C'est ainsi que la stimulation séparée de plusieurs fractions de racines peut être inefficace, tandis que la stimulation simultanée de ces mêmes fractions fait apparaître ces décharges. A l'inverse, certains fuseaux déchargent quand plusieurs subdivisions de racines ventrales sont activées séparément et présentent une pause lorsque ces subdivisions sont activées simultanément (Hunt et Kuffler, 1951 b). Granit, Pompeiano et Waltman (1959 a et b) au contraire, estiment que les décharges précoces sont provoquées par la contraction des fibres musculaires intra-fusales innervées par des fibres α. D'après ces auteurs (Granit, Pompeiano et Waltman, 1959 b) les décharges précoces comprennent deux parties distinctes. La première pointe serait de nature éphaptique, c'est-à-dire serait due à la stimulation directe des fibres afférentes par le potentiel d'action musculaire lui même. Cette pointe suit des fréquences de stimulation élevées et disparait

lorsque la tension musculaire de repos est forte. Les pointes suivantes seraient dues à la contraction des fibres musculaires intrafusales; elles ne sont observées que pour des fréquences de stimulation plus basses et lorsque le muscle est sous une certaine tension de repos. Cette interprétation est basée sur l'étude des décharges fusoriales provoquées par la stimulation de diverses régions du système nerveux (Granit, Pompeiano et Waltman, 1959 a) ou par stimulation réflexe (Rutledge et Haase, 1961) afin d'éviter la mise en jeu synchrone des fibres motrices α qui crée des conditions favorables à l'activation éphaptique des fibres afférentes. D'après ces auteurs, les décharges fusoriales observées dans ces conditions auraient un temps de latence trop court pour qu'elles puissent être provoquées par des influx transmis par des fibres efférentes γ.

Une innervation commune par des fibres motrices α, de fibres musculaires intra-fusales et extra-fusales aurait une conséquence fonctionnelle intéressante sur laquelle Katz (1949) a attiré l'attention lorsqu'il a démontré l'existence, chez les Batraciens, d'une telle innervation. Une contraction musculaire, insuffisante pour entraîner un raccourcissement musculaire et le déplacement d'une pièce squelettique, est accompagnée d'une augmentation des décharges fusoriales à cause de la contraction simultanée des fibres musculaires intra-fusales. Ces influx sont susceptibles de faciliter les motoneurones de ce muscle. Ainsi est augmenté le nombre de motoneurones actifs, leur fréquence de décharge, et, par conséquent, la tension développée par le muscle.

Les contributions de l'histologie dans ce problème ne sont pas décisives parce qu'il n'a pas été possible, chez les Mammifères, d'observer des branches de bifurcation de fibres, innervant des fuseaux. Barker (1948) a décrit, chez le Lapin, des fibres nerveuses motrices qui, lorsqu'elles pénètrent dans le fuseau, ont un diamètre particulièrement gros, de l'ordre de 6 et 8 μ. Comme les branches de division d'une fibre nerveuse sont toujours plus fines que la fibre elle-même, le problème est de savoir si une fibre motrice qui mesure 6 à 8 μ au niveau du fuseau est une fibre γ qui a atteint ce récepteur sans se diviser depuis son origine, ou si elle est une branche d'une fibre motrice plus grosse appartenant au groupe α.[1]

1. Barker a attiré l'attention sur ce point au cours d'une communication (Barker, Cope et Ip, 1962) présentée au Congrès International de Physiologie à Leyde.

Comme la règle est que les fibres motrices se divisent (les fibres α peuvent innerver jusqu'à trois ou quatre cents fibres musculaires squelettiques et les fibres γ jusqu'à sept ou huit fuseaux neuro-musculaires) on peut considérer, au moins dans cette espèce, que la seconde possibilité est plus vraisemblable que la première. De plus, on ne peut exclure sur des constatations histologiques seules, que des fibres motrices dont le diamètre est de 4 à 5 μ lorsqu'elles pénètrent dans le fuseau dérivent également de fibres motrices α.

Le travail expérimental présenté dans cette thèse concerne uniquement le problème de l'innervation α des fuseaux neuro-musculaires chez le Chat.

Les conditions expérimentales utilisées diffèrent de celles des études antérieures par deux points principaux :

1. Les fuseaux neuro-musculaires étudiés appartenaient à un petit muscle, le muscle premier lombrical profond du pied postérieur. Ce muscle a été choisi parce qu'il est innervé par un très petit nombre de fibres α, 4 à 10, et que l'on peut étudier séparément chacune de ces fibres par dissociation des racines ventrales en filaments. Ce muscle a également l'avantage de mesurer seulement 10 à 15 mm de long de telle sorte que les rapports entre fibres musculaires extra-fusales et fuseaux sont plus simples que ceux qui existent dans les muscles plus volumineux, comme le soléaire, ou en forme de ruban, comme le ténuissimus.

2. Les décharges des fuseaux provoquées par la stimulation des fibres α ont été observées, au cours de stimulations répétitives de une à quelques secondes de durée, pour obtenir des conditions mécaniques intra-musculaires plus stables que celles qui résultent d'une stimulation par choc unique.

La recherche d'une innervation éventuelle des fuseaux neuro-musculaires par des branches collatérales de fibres α a été guidée par la question suivante : Est-il possible, en stimulant répétitivement des fibres α uniques, d'observer des décharges fusoriales dont l'importance est indépendante de la contraction des fibres musculaires extra-fusales. Deux méthodes ont été utilisées pour essayer de mettre en évidence des décharges ayant ces caractères[2].

2. Une note préliminaire sur ce sujet a paru récemment (Bessou, Emonet-Denand et Laporte, 1963).

La première méthode est basée sur deux faits : la fréquence de stimulation des fibres fusiomotrices qui provoque l'activation maximale des terminaisons sensitives des fuseaux est plus élevée que la fréquence de fusion tétanique des fibres extra-fusales (Harvey et P. Matthews, 1961 b; Bessou, Emonet-Denand et Laporte, 1962); la tension développée par une unité motrice stimulée à sa fréquence de fusion tétanique n'augmente pas, au moins pendant le plateau tétanique, pour des fréquences de stimulation supérieures.

Si la décharge d'un fuseau, produite par la stimulation répétitive d'une fibre α unique, varie comme la tension développée par les fibres extrafusales et en particulier, si elle n'augmente pas pour des fréquences de stimulation supérieures à la fréquence de fusion tétanique, on peut attribuer cette décharge au retentissement mécanique de la contraction des fibres extra-fusales sur ce fuseau.

Par contre s'il n'y a pas de parallélisme entre la tension développée par les unités motrices et la décharge d'un fuseau et en particulier, si la fréquence de décharge des fuseaux augmente pour des fréquences de stimulation supérieures à la fréquence de fusion tétanique, la tension développée par les fibres extra-fusales ne permet pas d'expliquer cette accélération et la décharge des terminaisons peut être attribuée à la contraction des fibres musculaires intra-fusales.

La seconde méthode repose sur la possibilité de bloquer complètement la transmission des jonctions neuro-musculaires des fibres extra-fusales grâce à de faibles doses d'une substance curarisante (triiodoéthylate de Gallamine ou Flaxédil dont l'action est nulle ou faible sur la transmission des jonctions neuro-musculaires des fibres intra-fusales (Granit, Homma et Matthews, 1959; Granit, Pompeiano et Waltman, 1959 a).

Dans ces conditions, quand les fibres extra-fusales ne se contractent plus, une décharge fusoriale doit disparaître si elle est due à la contraction de ces fibres et persister au contraire si elle est due à la contraction de fibres intra-fusales.

MÉTHODES

1. Description du muscle premier lombrical profond

Le muscle premier lombrical profond du pied postérieur est situé dans l'intervalle limité par les deux tendons les plus internes du muscle fléchisseur long des doigts. Ce muscle, en forme de cône allongé, naît par des fibres musculaires de la lame tendineuse du muscle fléchisseur long des doigts au point où celle-ci se divise et de la partie proximale de ces deux tendons. Son corps musculaire mesure 10 à 15 mm de long et se termine par un tendon long et grêle qui s'insère sur la face interne de la première phalange du troisième doigt, au-dessus de la capsule articulaire. Ce muscle pèse suivant les animaux de 25 à 75 mg.

Le muscle premier lombrical profond est innervé (voir *figure* 1)

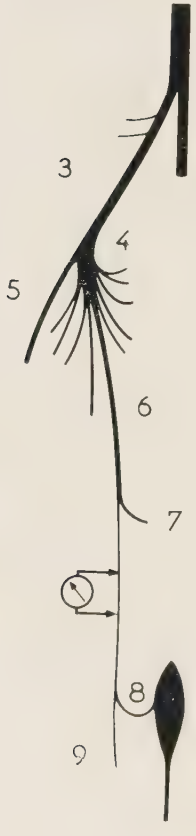

Fig. 1. — *Innervation du muscle premier lombrical profond de la patte postérieure du Chat.*

1 : nerf tibial; *2* : nerf plantaire interne; *3* : nerf plantaire externe; *4* : branche interne du nerf plantaire externe; *5* : branche externe du nerf plantaire externe; *6* : rameau du deuxième espace intermétatarsien; *7* : rameau pour les muscles interosseux de cet espace; *8* : nerf du muscle premier lombrical profond; *9* : rameau articulaire (articulations métatarsophalangienne et phalangiennes du troisième doigt).

par un rameau de la branche interne (4) du nerf plantaire externe (3), branche terminale du nerf tibial (1). Ce rameau chemine dans le deuxième espace intermétatarsien. Il est entouré dans son trajet par des muscles interosseux. A son origine (6) il est formé de fibres à distribution musculaire pour le muscle premier lombrical profond et les muscles interosseux du deuxième espace et de fibres à distribution articulaire pour les articulations métatarsophalangienne et phalangiennes du troisième doigt. Les fibres destinées aux muscles interosseux (7) se séparent de ce rameau commun, de sorte que, dans sa partie distale, ne restent que les fibres nerveuses destinées au muscle premier lombrical profond et aux articulations. Ces deux sortes de fibres se séparent à quelques millimètres de l'extrémité distale du second espace intermétatarsien. Le rameau articulaire poursuit la direction du nerf dont il est issu (9), tandis que le rameau musculaire (8) s'en écarte et atteint la partie moyenne de la face profonde ou dorsale du muscle premier lombrical profond.

La vascularisation artérielle du muscle premier lombrical profond est assurée par une branche d'une artère plantaire digitale qui aborde le muscle par sa face profonde. De très fines artérioles communes aux muscles lombricaux superficiels et à la lame tendineuse du muscle fléchisseur long des doigts abordent aussi le muscle par sa face superficielle ou plantaire.

Le retour veineux se fait vers le réseau veineux profond du pied par une veine satellite du nerf et vers le réseau veineux superficiel par des veinules provenant de la face superficielle du muscle.

2. Techniques opératoires

Les expériences ont été faites sur des chats anesthésiés au Nembutal, par voie intrapéritonéale, à la dose de 40 mg/kg de poids. Comme les expériences ont souvent duré plus de douze heures, l'anesthésie a été maintenue par des injections intraveineuses, faites à la demande, de petites quantités de Nembutal dilué dans du sérum physiologique (3 mg/cc). Chaque animal a reçu en outre 20 à 40 cc de Plasmagel[3] (soluté de gélatine fluide isotonique et isovis-

3. Nous tenons à remercier vivement les Laboratoires Bellon qui nous ont fourni gracieusement du Plasmagel sous un conditionnement spécial.

queux au plasma sanguin) dans le but de s'opposer au développement d'un état de choc circulatoire. Les injections intraveineuses ont été faites à l'aide d'un cathéter en polythène placé dans la veine dorsale de l'avant-bras gauche. Une canule trachéale a été mise en place.

La préparation de l'expérience comprend plusieurs étapes opératoires :

a) Dissection du tendon du muscle premier lombrical profond de façon à pouvoir attacher ce tendon à un myographe isométrique.

b) Dissection du nerf innervant le muscle premier lombrical profond afin d'enregistrer à son niveau les potentiels d'action de ses fibres nerveuses motrices.

c) Déafférentation soigneuse du membre postérieur pour faciliter la recherche ultérieure dans les racines dorsales des quelques fibres afférentes d'origine fusoriale provenant de ce muscle (3 à 5 environ).

d) Laminectomie lombaire de manière à pouvoir sectionner l'extrémité médullaire des racines dorsales et des racines ventrales L7, S1 et S2 et dissocier ultérieurement ces racines pour préparer des filaments radiculaires contenant une seule fibre sensitive ou motrice innervant le muscle premier lombrical profond.

a) Le tendon du muscle a été découvert après incision de la peau sur 1 cm de long environ au niveau de la face plantaire du pied postérieur, entre le deuxième et le troisième doigt. Le tendon a été désinséré de la face interne de la première phalange du troisième doigt et libéré du tissu avoisinant sur 6 à 7 mm environ. Le plus souvent le corps musculaire n'a pas été découvert afin de ne pas détériorer sa vascularisation dont le maintien est une condition essentielle à une bonne contraction musculaire et au fonctionnement normal des fuseaux neuro-musculaires.

b) La peau de la région plantaire du pied a été incisée sur la ligne médiane, depuis le calcanéum jusqu'en un point situé en arrière du coussinet plantaire métatarsien. Les tendons fléchisseurs des quatrième et cinquième doigts ont été sectionnés de façon à découvrir le plan des muscles interosseux où chemine le nerf qui se rend au muscle premier lombrical profond. Ce nerf a été libéré du

plan musculaire et soigneusement débarrassé du tissu conjonctif environnant afin d'enregistrer sans difficulté les potentiels d'action des fibres motrices uniques. Dans quelques cas, il a été possible de séparer sur une quinzaine de millimètres le rameau nerveux articulaire du rameau nerveux musculaire. On pouvait ainsi enregistrer les potentiels d'action de fibres motrices uniques avec une plus grande amplitude, par suite de la suppression du shunt formé par les fibres articulaires. Cette séparation a permis également d'enregistrer l'électroneurogramme des fibres afférentes du muscle après stimulation des racines dorsales. Mais le plus souvent ces deux rameaux n'ont pu être dissociés et les potentiels d'action des fibres motrices ont été dérivés du rameau commun.

c) La déafférentation du membre postérieur a été aussi complète que possible.

Au niveau du pied, les nerfs suivants ont été sectionnés (voir *figure* 1) : nerf plantaire interne, nerfs des muscles du tarse, nerf de la chair carrée de Sylvius, branche externe du nerf plantaire externe, ramifications de la branche interne du nerf plantaire externe à l'exclusion du rameau nerveux innervant le muscle premier lombrical profond. Ce rameau a été suivi dans tout son trajet de façon à sectionner les ramifications destinées aux muscles interosseux ainsi que le rameau articulaire qui innerve les articulations métatarsophalangienne et phalangiennes du troisième doigt.

Dans la jambe, les nerfs suivants ont été sectionnés : nerf du muscle fléchisseur long des orteils, nerf du muscle tibial postérieur, nerfs du muscle plantaire grêle, nerf du muscle poplité, nerf articulaire postérieur du genou.

Dans le creux poplité : nerf commun du muscle gastrocnémien latéral et du muscle soléaire, nerf du muscle gastrocnémien médial, nerf sural et son accessoire, nerf sciatique poplité externe.

Dans la cuisse : nerf des muscles du biceps antérieur et postérieur, nerf des muscles semi-tendineux et semi-membraneux, nerf du ténuissimus.

Dans la région fessière : nerf fessier inférieur, nerf fessier supérieur, nerf honteux interne, nerf ischio-pubo-fémoral, nerf hémorroïdal et de nombreuses petites branches nerveuses innervant des muscles ischio-fémoraux.

Les muscles de la queue ont été déafférentés d'une manière globale par la striction de la racine de la queue à l'aide d'un fil de cuivre.

d) La laminectomie lombaire a été faite suivant la technique classique, l'animal étant suspendu par deux vis métalliques fixées dans les fosses iliaques externes. Les lames vertébrales des trois dernières vertèbres lombaires ont été réséquées. Les muscles latéraux vertébraux ont été largement enlevés de façon à compléter la déafférentation par la section des branches dorsales des nerfs de conjugaison de L7 et de S1. Les racines ont été protégées par de l'huile de paraffine qui remplissait un bac formé à l'aide de la peau de la région lombaire. Elles ont été dissociées en filaments à l'aide de pinces fines, sous contrôle d'un microscope à dissection Zeiss Opton.

3. Procédés d'enregistrement

a) *Enregistrement des potentiels d'action des fibres afférentes.*

Les décharges de fibres afférentes uniques connectées à des terminaisons primaires de fuseaux neuro-musculaires du muscle premier lombrical profond ont été enregistrées en plaçant l'extrémité des filaments de racines dorsales sur une électrode d'argent en forme de plaquette. Les potentiels d'action ont été recueillis entre cette électrode et le corps de l'animal. Ces fibres ont été identifiées par les caractères de leur décharge : bouffée phasique au moment de l'étirement musculaire, pause au cours d'une secousse musculaire et par leur vitesse de conduction supérieure à 70 m/sec. Cette vitesse a été calculée en mesurant le temps de latence des potentiels d'action des fibres afférentes et la distance de conduction entre la cathode de stimulation sur le nerf et les électrodes d'enregistrement sur les filaments radiculaires. La stimulation répétitive de cette fibre au voisinage de son seuil d'excitation a permis de s'assurer par le comportement « tout ou rien » de son potentiel d'action que le filament considéré contenait bien une seule fibre active. Les fibres afférentes des fuseaux du muscle premier lombrical profond sont situées le plus souvent dans la septième racine lombaire dorsale. Il est rare de les trouver à la fois dans L7 et S1.

b) *Enregistrement des potentiels d'action des fibres efférentes.*

Les potentiels d'action des fibres efférentes ou fibres motrices du muscle premier lombrical profond ont été enregistrés à proximité du muscle à l'aide d'une électrode double placée sous le rameau commun musculo-articulaire (voir page 12). Des filaments de racine ventrale contenant une seule fibre motrice destinée à ce muscle ont été préparés par dissociation des racines. On s'est toujours assuré avec soin que le filament étudié ne contenait qu'une seule fibre motrice par le comportement « tout ou rien » du potentiel d'action de cette fibre stimulée au voisinage de son seuil et par l'absence de tout autre potentiel d'action pour des intensités de stimulation plusieurs fois supérieures à l'intensité liminaire de façon à être certain que le filament ne contenait pas d'autres fibres à seuil élevé et à vitesse de conduction plus lente.

Les fibres motrices de ce muscle sont réparties entre les première et seconde racines ventrales sacrées.

c) *Enregistrement de la contraction du muscle.* — La tension développée par la contraction des unités motrices de ce muscle a été enregistrée le plus souvent dans des conditions isométriques. Deux myographes à ressort ont été utilisés. Dans l'un d'eux, la déformation du ressort est tranmise à l'anode déformable d'un tube R. C. A. (5734) tandis que dans l'autre, la déformation du ressort entraîne celle d'une jauge de contrainte au silicium (Microsensor M.S. 632-350) collée sur le ressort lui-même. La contraction a été exceptionnellement enregistrée à l'aide d'un myographe isotonique et dans ce cas le déplacement du levier auquel était fixé le tendon a été enregistré à l'aide d'une cellule photoélectrique dont l'éclairement dépendait de la situation du levier.

Pour enregistrer les potentiels d'action des fibres motrices et la contraction musculaire des unités motrices, le pied a été immobilisé en position d'extension forcée, c'est-à-dire avec la face plantaire vers le haut. Cette immobilisation était assurée par deux ligatures qui rendaient les deuxième et cinquième doigts solidaires d'une plaque en plexiglass et par les vis d'un étrier qui enserraient le calcanéum.

Le pied a été immergé dans une cuve rectangulaire en matière plastique remplie d'huile de paraffine dont la température était

maintenue au voisinage de 38,5° grâce à une résistance chauffante alimentée en courant continu et protégée par un tube de verre. L'huile de paraffine était saturée par un mélange gazeux d'oxygène à 95 % et de gaz carbonique à 5 % amené dans le bac par une tubulure dont l'extrémité en verre frité assurait la formation de petites bulles de gaz. La température de l'animal lui-même a été maintenue au voisinage de 38° C à l'aide d'une plaque chauffante blindée alimentée en courant alternatif.

Le nerf musculaire ou les filaments de racines ventrales ont été stimulés à l'aide de courants rectangulaires de très courte durée, inférieure à 0,1 msec, délivrés par l'intermédiaire d'une unité d'isolement haute fréquence.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

1. Électroneurogramme moteur du muscle premier lombrical profond

Les muscles lombricaux profonds du pied postérieur sont les muscles les plus éloignés de la moelle épinière. Leurs fibres motrices ont une longueur exceptionnelle qui, chez le Chat adulte, est voisine de 300 mm.

Lorsque l'on stimule ces fibres motrices dans les racines ventrales S1 ou S2 et que l'on enregistre leurs potentiels d'action à proximité du muscle, on obtient un électroneurogramme le plus souvent constitué par une succession de potentiels d'action séparés les uns des autres. Ceci tient au petit nombre de fibres motrices qui innervent ce muscle et au fait que la plupart d'entre elles ont des vitesses de conduction différentes. Ces différences de vitesse entraînent une dispersion temporelle très nette des potentiels d'action à cause de l'exceptionnelle longueur de la distance de conduction.

L'électroneurogramme moteur du muscle premier lombrical profond est illustré par la *figure 2*.

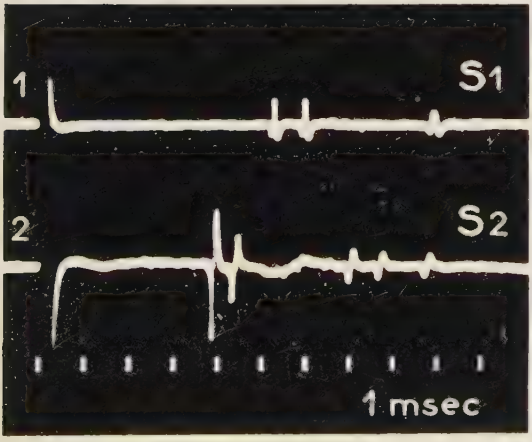

Fig. 2. — *Electroneurogramme moteur du muscle premier lombrical profond dérivé du rameau nerveux musculaire et articulaire du deuxième espace intermétatarsien (voir figure 1).*

1 : stimulation maximale de la racine ventrale S1; 2 : stimulation maximale de la racine ventrale S2. Distance de conduction : 287 mm pour la racine ventrale S1, 282 mm pour la racine ventrale S2. Chaque tracé représente la superposition de plusieurs balayages de l'oscillographe cathodique. Les conditions d'enregistrement en 1 et en 2 sont différentes. En 1, le nerf soulevé du plan des muscles interosseux repose sur deux électrodes connectées aux grilles d'un amplificateur différentiel, le corps de l'animal étant à la masse. En 2, l'électrode de grille la plus proche du muscle touche le corps de l'animal. Pour la description des tracés voir le texte.

La stimulation maximale de la racine ventrale S1 (tracé supérieur) a fait apparaître au niveau du nerf trois potentiels d'action distincts. Chaque potentiel dans ce cas, était celui d'une seule fibre motrice. On s'en est assuré en réglant l'intensité du stimulus appliqué à cette racine au voisinage du seuil d'excitabilité de chaque fibre, ce qui a permis d'observer le comportement « tout ou rien » de chacun de ces trois potentiels. La stimulation maximale de la racine ventrale S2 (tracé inférieur) a fait apparaître cinq potentiels d'action distincts. Le premier était la somme des potentiels d'action de trois fibres de vitesse de conduction très voisine et le second de deux fibres. Les trois derniers étaient des potentiels d'action uniques.

Parmi ces fibres efférentes, les unes sont des fibres α, c'est-à-dire des fibres innervant des unités motrices que l'on identifie par l'enregistrement de la contraction de l'unité motrice provoquée par leur stimulation; les autres sont des fibres fusimotrices, ou fibres γ, exclusivement destinées aux fuseaux neuro-musculaires. Ces fibres dont la vitesse de conduction est inférieure à celle des fibres α sont identifiées parce qu'elles ne provoquent pas la contraction des fibres musculaires extra-fusales et qu'elles accélèrent la décharge des fuseaux. La contraction des fibres intra-fusales qu'elles entraînent n'est pas décelable au niveau du tendon, même dans ce très petit muscle.

Dans le cas de l'électroneurogramme illustré par la figure 2, les 8 fibres les plus rapides étaient des fibres α, les 3 les plus lentes étaient des fibres fusimotrices.

Les fibres α du muscle premier lombrical profond ont une vitesse de conduction inférieure à celle des fibres nerveuses des autres nerfs musculaires du membre postérieur. Leur vitesse est généralement comprise entre 80 et 40 m/sec. Une fibre α qui conduisait à 31 m/sec a été exceptionnellement observée. Les fibres α se répartissent d'une manière régulière entre ces deux valeurs extrêmes sans que l'on puisse distinguer deux groupes distincts, l'un de fibres α rapides, l'autre de fibres α lentes.

L'électroneurogramme moteur de ce muscle varie très sensiblement d'un animal à l'autre. Cela tient non seulement au nombre variable de fibres efférentes, de 6 à 20 environ, mais aussi aux différents groupements de leurs potentiels d'action.

Les tracés de la figure 2 représentent un cas limite, celui dans lequel on observe tous les intermédiaires entre la plus rapide des fibres α et la plus lente des fibres γ. A l'opposé on trouve des nerfs dans lesquels le groupe des fibres α est nettement séparé de celui des fibres γ qui sont dans ce cas à la fois plus nombreuses et de vitesse de conduction plus lente, pouvant être aussi basse que 13 m/sec.

Ces différences ont un intérêt qui n'est apparu que tardivement au cours de ce travail. C'est en effet sur des animaux dont l'électroneurogramme ne montre pas de coupure nette entre fibres α et γ que nous avons trouvé des fibres α de conduction lente innervant à la fois des fibres musculaires intra et extra-fusales.

2. Caractères de la contraction des unités motrices

Les unités motrices du muscle premier lombrical profond diffèrent considérablement les unes des autres par les caractères de leurs contractions. Les unités les plus rapides ont un temps de contraction (temps qui s'écoule entre le début d'une secousse musculaire et son sommet) voisin de 12 m/sec et développent une tension qui peut atteindre au cours d'une secousse musculaire plusieurs grammes. Les unités motrices les plus lentes ont un temps de contraction voisin de 45 msec et développent une tension beaucoup plus faible, inférieure au demi-gramme. Entre ces valeurs extrêmes on trouve des unités motrices intermédiaires dont le temps de contraction est de l'ordre de 25 à 30 m/sec et qui développent une tension de 1 à 2 grammes.

Des relations étroites ont été observées entre la vitesse de conduction des fibres α et les caractères de la contraction de leurs unités motrices. Elles sont illustrées par les graphiques de la *figure 3* sur lesquels ont été portés le temps de contraction (en bas) et la tension développée (en haut) des huit unités motrices que contenait un seul muscle lombrical. Ces unités étaient innervées par des fibres α dont les vitesses de conduction étaient comprises entre 78 et 40 m/sec.

Ce graphique montre qu'il existe une relation linéaire entre la vitesse de conduction des fibres α et le temps de contraction de leurs unités motrices, temps qui est inversement proportionnel à

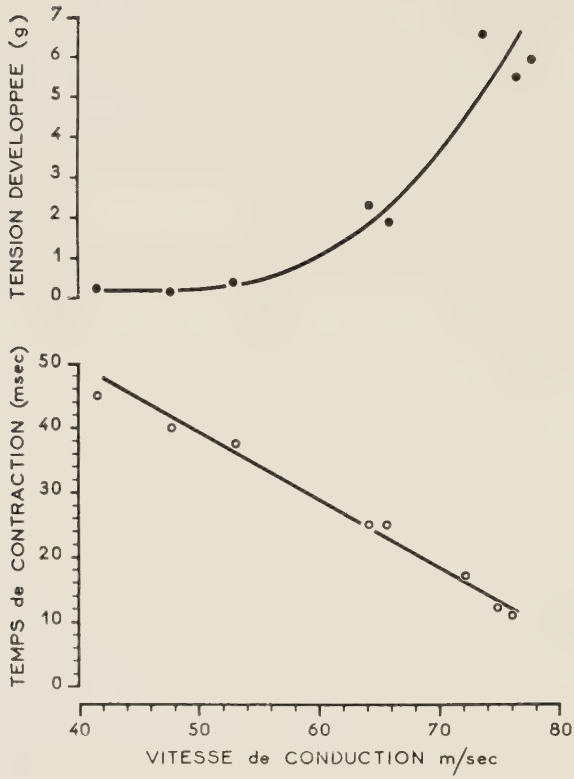

FIG. 3. — *Tension développée et temps de contraction de secousses musculaires d'unités motrices innervées par des fibres de vitesses de conduction différentes.*

Ces huit unités représentent la totalité des unités motrices d'un seul muscle premier lombrical profond du pied postérieur chez le Chat.

la vitesse de conduction des fibres motrices. On voit également que la tension développée par les unités motrices innervées par les fibres rapides est beaucoup plus grande que celle des unités innervées par des fibres lentes.

La fréquence de fusion tétanique des unités motrices dépend de la rapidité de leur contraction; elle est de l'ordre de 120 à 150/sec pour les unités les plus rapides et de 30 à 60/sec pour les unités les plus lentes. La présence d'unités motrices lentes dans le muscle premier lombrical profond constitue un élément favorable à la recherche d'une innervation α des fuseaux. En effet, les fréquences de fusion tétanique des unités lentes sont beaucoup plus basses que la fréquence d'activation maximale des fuseaux qui est voisine de 200/sec (voir page 11).

3. Innervation des fibres musculaires intra-fusales par des collatérales de fibres α lentes

Nous avons pu démontrer, sur certains animaux, que des fibres α lentes dont la vitesse de conduction était comprise entre 61 et 31 m/sec innervent à la fois des fibres musculaires extra-fusales et des fibres musculaires intra-fusales. Cette démonstration est basée sur deux sortes d'observations (voir introduction, page 11).

a) La stimulation répétitive de certaines fibres α uniques provoque des décharges fusoriales dont la fréquence n'est pas proportionnelle à la tension développée par les fibres musculaires extra-fusales.

b) Ces décharges persistent après que la contraction des fibres musculaires extra-fusales ait été éliminée par blocage de leurs jonctions neuro-musculaires sous l'effet d'une substance curarisante (triiodoethylate de Gallamine ou Flaxédil).

a) *Stimulation répétitive de fibres α lentes uniques à différentes fréquences.* — La stimulation répétitive d'une fibre α unique à différentes fréquences apporte la preuve que certaines décharges fusoriales ne sont pas provoquées par la contraction simultanée de fibres musculaires extra-fusales. Un exemple caractéristique est illustré par la *figure 4*. Dans cette expérience une fibre motrice unique, dont la vitesse de conduction était de 61,1 m/sec (tracé A), a été stimulée, durant une seconde environ, aux fréquences de 28, 66, 100 et 185/sec. La tension développée par son unité motrice a été enregistrée à l'aide d'un myographe isométrique (tracé supérieur). Les décharges de la terminaison primaire d'un fuseau connectée à une fibre afférente dont la vitesse de conduction était de 87 m/sec sont enregistrées dans un filament de la septième racine dorsale (tracé inférieur).

La stimulation de la fibre α à une fréquence de 28/sec (enregistrement 1) entraîne un tétanos imparfait de son unité motrice; pendant cette contraction le fuseau s'arrête de décharger. Stimulée à la fréquence de 66/sec (enregistrement 2), cette fibre α provoque un tétanos presque parfait de son unité motrice, la décharge du fuseau ne s'arrête plus pendant cette stimulation, sa fréquence de

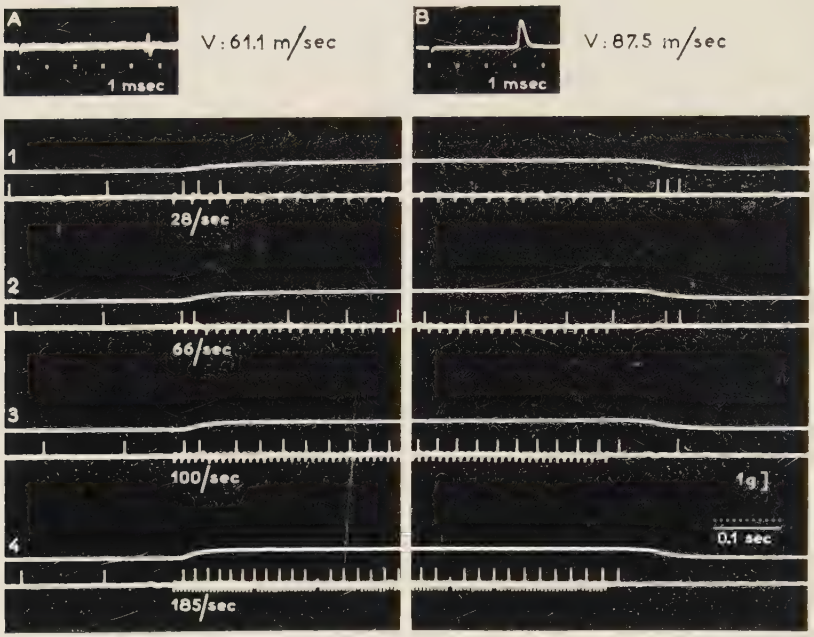

Fig. 4. — *Effets de la stimulation répétitive à différentes fréquences d'une fibre motrice unique α sur la décharge d'un fuseau.*
Muscle premier lombrical profond du pied postérieur chez le Chat.
A : Potentiel d'action de la fibre motrice unique enregistré à proximité du muscle. La fibre est stimulée dans un filament de la première racine ventrale sacrée. Sa vitesse de conduction est de 61,1 m/sec.
B : Potentiel d'action d'une fibre unique du groupe I enregistré dans un filament de la septième racine dorsale. La fibre est stimulée à proximité du muscle. Sa vitesse de conduction est de 87,5 m/sec.
1, 2, 3, 4. Tracé supérieur : tension développée par l'unité motrice innervée par la fibre unique. Tracé inférieur : décharge de la fibre du groupe I connectée au fuseau. Seuls sont représentés le début et la fin de la période de stimulation dont la durée était de 1 sec.

décharge est même légèrement supérieure à celle qu'il avait avant la période de stimulation. Pour une fréquence de stimulation très supérieure à la fréquence de fusion tétanique, 100/sec (enregistrement 3), l'accélération est très marquée. Une nouvelle augmentation de la fréquence de stimulation entraîne une nouvelle augmentation de la fréquence de décharge du fuseau, tandis que la tension développée au cours du plateau tétanique reste toujours la même.

Le graphique de la *figure 5* a été obtenu au cours de la même expérience. La tension développée par les fibres extra-fusales (cer-

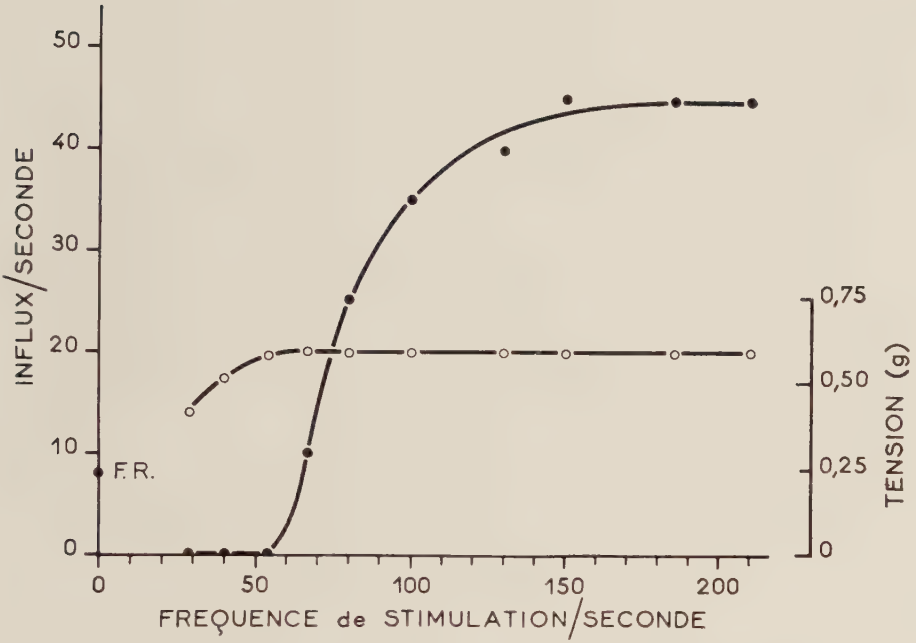

FIG. 5. — *Absence de proportionnalité entre la tension développée par l'unité motrice innervée par une fibre motrice α lente (cercles) et la décharge d'un fuseau (points). Même fibre que dans la figure 4.*

La fibre motrice est stimulée pendant 1 seconde à différentes fréquences. La fréquence de décharge du fuseau a été mesurée dans les deux derniers dixièmes de seconde de la période de stimulation. La tension a été mesurée en fin de stimulation.

cles) et la fréquence de décharge de la terminaison primaire (points) ont été mesurées pour 10 fréquences différentes de stimulation comprises entre 28 et 210/sec. L'absence de parallélisme entre la tension et la fréquence de décharge est évidente.

Nous interprétons les effets de la stimulation de cette fibre unique α de la manière suivante. La fréquence de décharge de ce fuseau est conditionnée par deux facteurs qui s'opposent. La contraction des fibres extra-fusales qui sont en parallèle avec ce fuseau tend à le raccourcir et par conséquent ralentit sa décharge et même l'arrête. La contraction de fibres intra-fusales innervées par une branche de cette fibre α tend au contraire à augmenter la décharge du fuseau parce qu'elle étire la partie dépourvue de myofibrilles, support des terminaisons sensitives. Le premier fac-

teur atteint sa valeur maximale pour une fréquence de stimulation relativement basse, voisine de 70/sec, tandis que le second facteur est très faible pour des fréquences basses, il n'atteint sa valeur maximale que pour des fréquences de stimulation supérieures voisines de 150 à 200/sec. Ces fréquences élevées, on le sait, sont celles que l'on doit atteindre pour obtenir une activation maximale des fuseaux lorsque l'on stimule des fibres fusimotrices γ. Le résultat de ces actions opposées est une pause des décharges fusoriales pour une fréquence de stimulation basse de la fibre α (Harvey et P. Matthews, 1961 b; Bessou, Emonet-Denand et La-

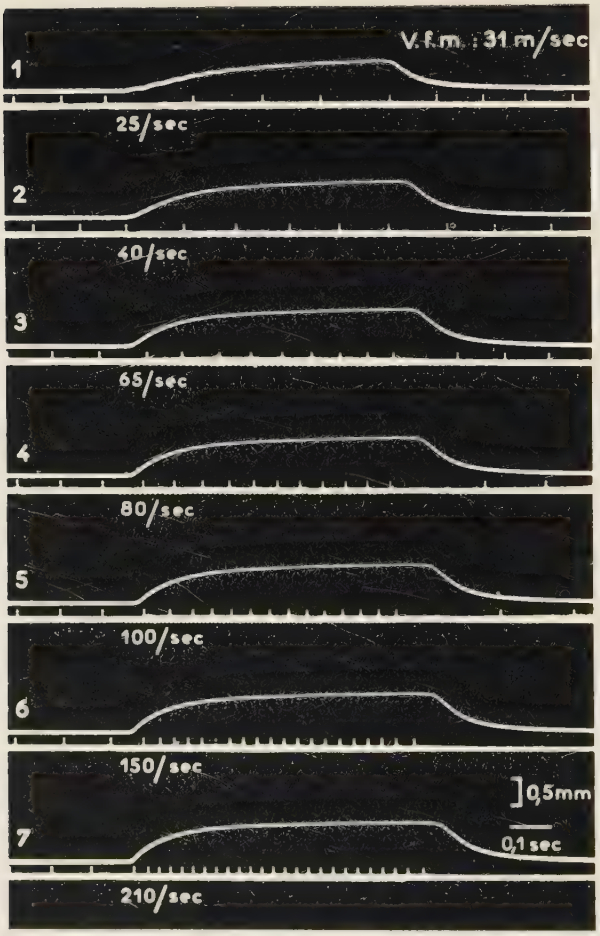

Fig. 6. — *Effets de la stimulation répétitive à différentes fréquences d'une fibre motrice unique α, dont la vitesse de conduction est de 31 m/sec sur la décharge d'un fuseau. Muscle premier lombrical profond du pied postérieur chez le Chat.*

Tracé supérieur : raccourcissement du muscle mesuré avec un myographe isotonique.

Tracé inférieur : décharge du fuseau enregistré dans un filament de la septième racine dorsale. La vitesse de conduction de cette fibre est de 86,6 m/sec. Cette fibre était aussi activée par la stimulation de fibres γ uniques.

PORTE, 1962) et une accélération pour des fréquences de stimulation plus élevées. La fréquence de décharge est d'autant plus grande que la fréquence de stimulation se rapproche de celle qui provoque l'activation fusoriale maximale.

Un autre exemple de décharge fusoriale indépendante de la contraction des fibres extra-fusales est donné par l'expérience illustrée par la *Fig. 6*. Il s'agit dans ce cas d'une fibre motrice α exceptionnellement lente conduisant à la vitesse de 31 m/sec. (Le terme de fibre α, dans ce travail, a un sens uniquement fonctionnel; il s'applique à toutes les fibres nerveuses innervant des fibres musculaires squelettiques sans que les critères de vitesse de conduction soient pris en considération). La contraction de l'unité motrice innervée par cette fibre a été enregistrée à l'aide d'un myographe isotonique.

Cette fibre α a été stimulée à 7 fréquences différentes s'échelonnant entre 25 et 210/sec. Les tracés de raccourcissement musculaire montrent que la fréquence de fusion tétanique de cette unité motrice devait être comprise entre 40 et 65 sec. On voit nettement que la fréquence de décharge du fuseau contemporaine de la contraction musculaire augmente avec la fréquence de stimulation alors que le raccourcissement du muscle reste le même pour des fréquences de stimulation supérieures à la fréquence de fusion tétanique.

Le graphique de la *Fig. 7* a été obtenu au cours de la même expérience. Le raccourcissement des fibres extra-fusales (cercles) et la fréquence de décharge de la terminaison primaire (points) ont été mesurées pour 10 fréquences de stimulation différentes comprises entre 25 et 210/sec. On remarque, dans ce cas également, une absence de parallélisme entre le raccourcissement musculaire et la fréquence de décharge.

b) *Curarisation des fibres musculaires extra-fusales.* — Les décharges des fuseaux décrites dans le paragraphe précédent, c'est-à-dire les décharges qui ne dépendent pas de la contraction simultanée des fibres extra-fusales, persistent quand on bloque complètement par l'injection d'une faible quantité de Flaxédil les jonctions

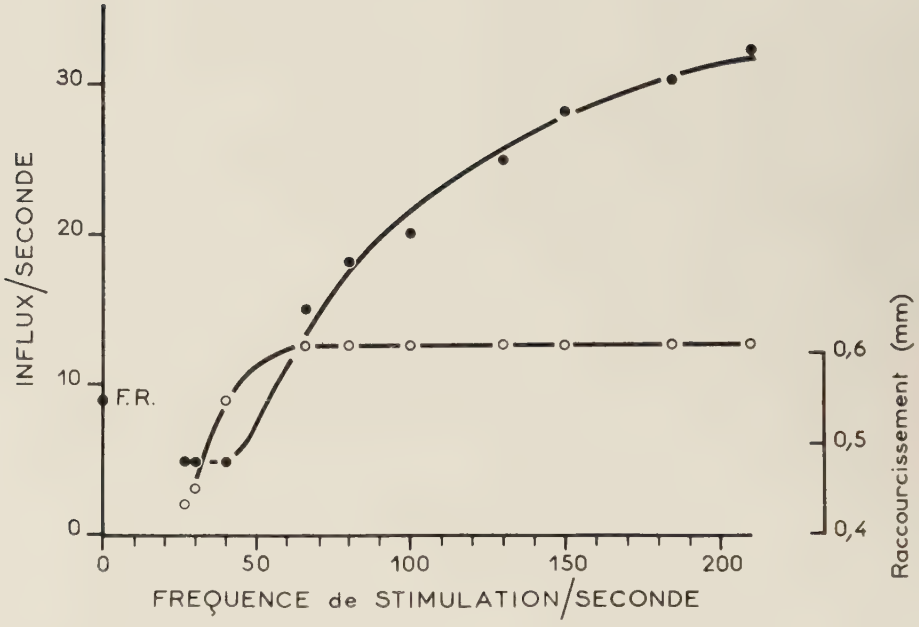

FIG. 7. — *Absence de proportionnalité entre la tension développée par l'unité motrice innervée par une fibre motrice α lente (cercles) et la décharge d'un fuseau (points). Même fibre que dans la figure 6.*

La fibre motrice est stimulée pendant 1 seconde à différentes fréquences. La fréquence de décharge du fuseau a été mesuré dans les deux derniers dixièmes de seconde de la période de stimulation. Le raccourcissement musculaire a été mesuré en fin de stimulation.

neuro-musculaires de ces fibres de façon à supprimer leur contraction.

La *Fig. 8,* obtenue en stimulant au cours d'une curarisation progressive la fibre dont la stimulation a produit les effets décrits dans les deux figures précédentes, en est un exemple caractéristique.

Le tracé 1 montre, avant toute curarisation, l'accélération de la décharge du fuseau, contemporaine de la contraction de fibres extra-fusales, pour une stimulation de cette fibre à la fréquence très élevée de 240/sec, pendant une seconde environ. Une solution diluée de Flaxédil à la concentration de 1 mg/ml a été ensuite injectée par voie intra-veineuse. Quand l'enregistrement 2 a été

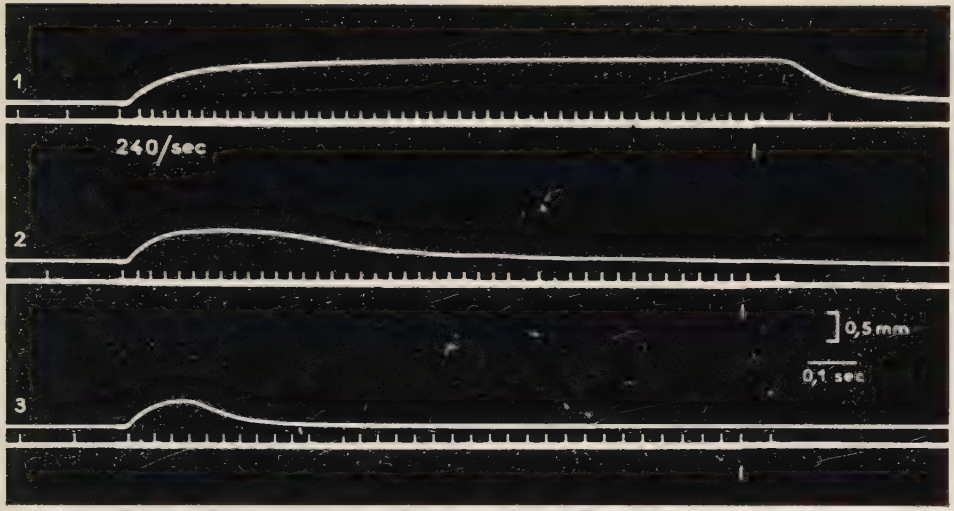

Fig. 8. — *Persistance de l'accélération de la décharge d'un fuseau, produite par la stimulation d'une fibre motrice α lente unique, après blocage de la transmission neuro-musculaire des fibres musculaires extra-fusales, par le triiodoéthylate de Gallamine (Flaxédil). Même fibre que dans la figure 6.*

Tracé supérieur et tracé inférieur : comme dans la figure 6. La fibre est stimulée à la fréquence de 240/sec. Les traits verticaux marquent la fin de la stimulation.

1 : Avant injection de Flaxédil; *2* : Après injection de 0,40 mg de Flaxédil par kg; *3* : Après injection de 0,80 mg de Flaxédile par kg.

fait l'animal avait reçu 0,40 mg/kg de poids de Flaxédil. On voit que la contraction des fibres extra-fusales diminue progressivement pour devenir presque nulle en fin de stimulation, sans que la décharge du fuseau soit pour autant supprimée. Quelques minutes plus tard (tracé 3) l'animal avait reçu 0,80 mg/kg de Flaxédil. Le blocage de la transmission neuro-musculaire des jonctions des fibres musculaires extra-fusales est plus précoce que précédemment. Bien que ces fibres ne se contractent plus pendant la seconde moitié de la période de stimulation, la décharge du fuseau persiste. Elle ne cesse que lorsque la stimulation est interrompue. Cette décharge a d'ailleurs une fréquence inférieure à celle qu'elle avait avant la curarisation. Ceci peut être attribué à une action du curare sur les jonctions neuro-musculaires intra-fusales. Cette interprétation est d'autant plus vraisemblable que la curarisation importante fait disparaître ces décharges fusoriales.

Les effets de la curarisation montrent, de toute évidence, que l'on ne peut attribuer les décharges des fuseaux provoquées par la stimulation de cette fibre α à une action mécanique exercée par les fibres extra-fusales puisqu'on les observe encore lorsque ces fibres ne se contractent plus.

Des fibres α lentes innervant à la fois des fibres musculaires extra et intra-fusales ont été observées dans 8 expériences. La vitesse de conduction de ces fibres était respectivement de 61,1 — 48,7 — 47,5 — 45,1 — 43,6 — 41,4 — 36,2 — 34 — 31 m/sec.

4. Décharges fusoriales provoquées par la contraction des fibres musculaires extra-fusales

La stimulation répétitive de fibres α uniques peut fréquemment activer les fuseaux d'une façon indirecte, par l'intermédiaire de la contraction des fibres musculaires extra-fusales. Les décharges ainsi produites se distinguent aisément des précédentes parce que leur fréquence est proportionnelle à la tension développée par l'unité motrice. Cette fréquence de décharge est maximale dès que la fréquence de fusion tétanique de l'unité motrice est atteinte et n'augmente plus pour des fréquences de stimulation supérieures. Aussi l'activation maximale des fuseaux par ce mécanisme indirect sera-t-il observé pour des fréquences diverses comprises entre 130 et 40/sec, suivant la rapidité de contraction de l'unité motrice qui en est responsable. Un exemple de décharge de ce type est donné par le graphique de la *Fig. 9* où sont portées les tensions développées par une unité motrice (cercles) et la fréquence de décharge d'un fuseau neuro-musculaire (points) au cours de la stimulation répétitive à diverses fréquences d'une fibre unique α, dont la vitesse de conduction était de 77 m/sec. La fréquence de fusion tétanique de cette unité motrice est voisine de 100/sec. La fréquence de décharge du fuseau croît jusqu'à ce que la fréquence de stimulation de la fibre α ait atteint cette valeur, puis reste constante pour des fréquences supérieures. Dans ce cas particulier, la tension de repos était trop faible pour que le fuseau décharge en l'absence de stimulation de la fibre motrice.

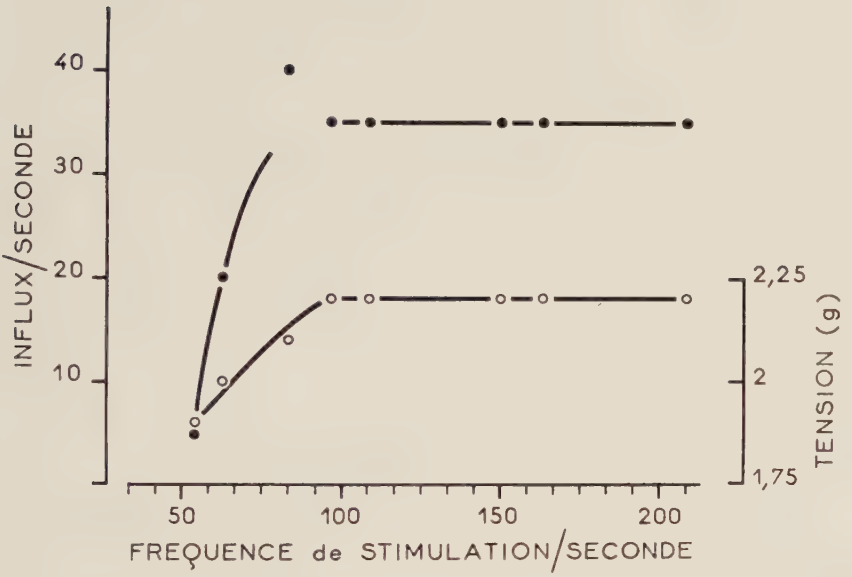

Fig. 9. — *Proportionnalité entre la tension développée par une unité motrice innervée par une fibre motrice (cercles) et la décharge d'un fuseau (points).*
La vitesse de conduction de cette fibre motrice, est de 77 m/sec. Celle de la fibre afférente connectée au fuseau, est de 78,2 m/sec. La fréquence de décharge du fuseau a été mesurée dans les deux derniers dixièmes de seconde de la période de stimulation. La tension a été mesurée en fin de stimulation.

La curarisation apporte une preuve supplémentaire de l'origine extra-fusale de ces décharges. En effet, une curarisation progressive entraîne un ralentissement de ces décharges parallèle à la diminution de tension développée par les unités motrices. Lorsque ces dernières ne se contractent plus, ces décharges disparaissent complètement. Ce comportement est l'inverse de celui des décharges dues à l'innervation de fibres intra-fusales par des collatérales de fibres α.

Ces décharges indirectes sont surtout provoquées par la stimulation de fibres α rapides qui innervent des unités motrices rapides génératrices de tension importante. On les observe plus fréquemment lorsque le muscle est soumis à une tension de repos élevée.

DISCUSSION

Le but de ce travail était de rechercher si les fibres α, c'est-à-dire les fibres motrices des fibres musculaires squelettiques, participent à l'innervation motrice des fuseaux neuro-musculaires, chez le Chat. On sait que dans diverses circonstances expérimentales (Matthews, 1933; Leksell, 1945; Hunt et Kuffler, 1951 b; Granit, Pompeiano et Waltman, 1959 b; Rutledge et Haase, 1961) la stimulation des fibres α peut provoquer la décharge des fuseaux. Deux interprétations opposées sont offertes pour en rendre compte. D'après l'une, ces décharges sont dues au retentissement mécanique de la contraction des unités motrices sur les fuseaux sans que soit précisée la nature de ce mécanisme. D'après l'autre, certaines de ces décharges sont dues à l'innervation des fuseaux par des branches de fibres α.

D'une manière générale, l'existence d'une innervation α des fuseaux de Mammifères n'est pas admise par la majorité des auteurs, probablement parce que les preuves en sa faveur sont trop indirectes ou obtenues dans des conditions expérimentales insuffisamment précises. Ainsi il est difficile d'attribuer avec certitude aux fibres α les décharges fusoriales obtenues en stimulant une racine ventrale ou un nerf musculaire (Matthews, 1933; Leksell, 1945) avec une intensité presque maximale pour les fibres α car le seuil d'excitabilité des fibres fusimotrices γ les plus grosses est assez bas pour qu'elles soient parfois activées dans ces conditions. L'argument basé sur le temps de latence des décharges fusoriales (Granit, Pompeiano et Waltman, 1959 a) provoquées par la stimulation de diverses structures centrales, temps considéré comme trop court pour que ces décharges puissent être produites par des fibres γ, est difficile à apprécier. Granit, Pompeiano et Waltman (1959 b) ont observé une décharge fusoriale consécutive à la stimulation d'un filament radiculaire très fin qui provoquait une tension presque nulle et pensent que cette tension ne pouvait être tenue pour responsable de l'activation indirecte de ce fuseau. Mais, même dans ce cas, il nous semble que l'on ne peut totalement exclure l'intervention de fibres extra-fusales.

Pour aborder ce problème dans de meilleures conditions techniques, il a paru préférable d'étudier les effets de la stimulation

de fibres α uniques pour être certain de ne pas activer simultanément des fibres fusimotrices. Les décharges des fuseaux que ces fibres sont susceptibles de provoquer ont été observées dans deux conditions permettant de déterminer si elles étaient ou non dues à la contraction des unités motrices : au cours de stimulations de fibres α uniques à des fréquences supérieures à la fréquence de fusion tétanique des fibres extra-fusales et après curarisation sélective des jonctions neuro-musculaires des fibres extra-fusales.

Le fait de travailler sur des fibres α uniques imposait l'utilisation d'un muscle aussi petit que possible pour avoir des chances raisonnables de trouver des fuseaux activés par ces fibres. On a été ainsi amené à expérimenter sur le muscle premier lombrical profond du pied postérieur, choisi à cause de sa petite taille et de son tendon facile à atteler à un myographe.

Le muscle premier lombrical profond est constitué par des unités motrices très différentes les unes des autres par leur mode de contraction. Les plus lentes ont une fréquence de fusion tétanique beaucoup plus basse que la fréquence d'activation maximale des fuseaux, ce qui a facilité l'observation des décharges fusoriales produites par des fréquences de stimulation supérieures à la fréquence de fusion tétanique.

Ce muscle a permis par ailleurs de faire une observation intéressante sur le temps de contraction des unités motrices qui est inversement proportionnel à la vitesse de conduction donc au diamètre des fibres motrices qui les innervent. Il est possible que la relation linéaire mise en évidence entre ces deux variables soit le signe d'une action trophique exercée par les motoneurones sur les fibres musculaires, comme Buller, Eccles J. et Eccles R. (1960) en ont fait l'hypothèse. Ces observations s'accordent avec celles de Steg (1962) sur le muscle intertransversaire de la queue du Rat et de Eccles J., Eccles R. et Lundberg (1958) sur le chef interne du triceps brachial. Ces auteurs ont également constaté que les fibres motrices à seuil bas et à vitesse de conduction élevée innervent des unités motrices plus rapides que celles qui sont innervées par les fibres motrices lentes.

Après avoir observé que les tensions développées par les fibres musculaires innervées par les fibres α les plus lentes sont très faibles et que certaines de ces fibres provoquent des décharges

par activation directe, nous nous sommes demandés si les tensions enregistrées n'étaient pas dues à la contraction des fibres musculaires intra-fusales. Plusieurs constatations permettent d'éliminer cette possibilité :

a) la stimulation des fibres α lentes à fréquence basse provoque une pause de la décharge des fuseaux montrant que les éléments qui se contractent raccourcissent le fuseau et diminuent la longueur des parties dépourvues de myofibrilles qui supportent les terminaisons sensitives. Les fibres intra-fusales lorsqu'elles se contractent étirent au contraire les terminaisons fusoriales; elles ne peuvent donc être responsables de cet effet.

b) la fréquence de décharge des fuseaux innervés par ces fibres α augmente au-delà de la fréquence de fusion tétanique des éléments contractiles, c'est-à-dire augmente bien que la tension développée par ces éléments reste la même.

c) après curarisation légère du muscle, les décharges des fuseaux persistent alors que la tension est nulle.

En outre, nous avons confirmé sur ce petit muscle que la stimulation de plusieurs fibres fusimotrices γ pures ne provoque pas de tension décelable au niveau du tendon musculaire.

On sait que dans certaines circonstances la stimulation des fibres α est susceptible de provoquer l'activation des terminaisons sensitives par un mécanisme éphaptique, les terminaisons des fibres afférentes étant stimulées directement par le potentiel d'action musculaire (Lloyd, 1942; Granit, Pompeiano et Waltman, 1959 b). Ces activations éphaptiques nécessitent des volées importantes et il est peu probable qu'une fibre unique puisse les provoquer. Les accélérations que nous avons observées ne sont pas dues à ce mécanisme. En effet les décharges éphaptiques présentent un rapport chronologique constant avec chaque stimulus parce qu'elles sont produites par le potentiel d'action musculaire, or les décharges des fuseaux que nous avons observées n'ont aucune relation temporelle avec les volées α qui atteignent ce muscle. De plus ces décharges s'observent encore sur le muscle curarisé où le facteur de stimulation éphaptique, c'est-à-dire le potentiel d'action musculaire, a disparu.

L'innervation des fuseaux par des collatérales α ne nous paraît pas être un phénomène constant. Nous ne l'avons pas observé dans plusieurs préparations. La valeur de résultats négatifs est toujours difficile à apprécier surtout dans des expériences dont la complexité technique augmente les possibilités d'erreur. Cependant, nous pensons que l'on peut accorder une certaine valeur à ces résultats négatifs : il a été en effet possible d'isoler à plusieurs reprises toutes les fibres d'un muscle et d'observer les effets de leur stimulation sur les décharges de plusieurs fibres afférentes uniques préparées dans des filaments de racines dorsales ainsi que sur la décharge des fibres afférentes au niveau du nerf musculaire lui-même. Dans ces expériences négatives aucune accélération des fuseaux n'a pu être observée bien que la stimulation de fibres fusimotrices γ ait été efficace dans les mêmes conditions. Une raison supplémentaire de penser que l'innervation n'est pas constante, réside dans la constatation que les animaux, sur lesquels elle a pu être mise en évidence, présentaient un électroneurogramme moteur (voir figure 2) où tous les intermédiaires entre fibres α rapides et fibres γ étaient présents. Au contraire nous n'avons jamais observé d'innervation α fusimotrices lorsque l'électroneurogramme moteur comportait un groupe de fibres α nettement séparé du groupe de fibres γ. Aussi est-il permis de se demander si l'innervation α des fuseaux du muscle premier lombrical profond, chez le Chat, ne représenterait pas un stade de passage entre les fuseaux ayant une innervation commune avec des fibres motrices extrafusales, comme c'est le cas des fuseaux des Batraciens (Katz, 1949, Eyzaguirre, 1957, 1958) et les fuseaux à innervation motrice complètement indépendante assurée exclusivement par des fibres γ. De toute manière il est difficile d'apprécier l'importance fonctionnelle de l'innervation α chez les Mammifères tant que des preuves satisfaisantes de sa présence ou de son absence dans d'autres muscles n'ont pas été apportées. L'existence de variations aussi importantes dans l'électroneurogramme moteur du muscle premier lombrical profond est en soi assez surprenante et il serait probablement intéressant d'étudier les fibres motrices de ce muscle sur des animaux d'âge différent.

Il n'est pas certain que ce travail dont les conclusions rejoignent celles de Granit, Pompeiano et Waltman (1959 a et b) porte sur

des phénomènes semblables, car ces auteurs ont surtout étudié les décharges précoces. Or, dans les tracés de décharges fusoriales que nous estimons être dues à l'innervation de fuseaux par des fibres α on ne trouve pas de bouffée d'influx à fréquence élevée au début de la contraction.

L'intermédiaire mécanique entre la contraction des fibres extrafusales responsable de l'activation indirecte des fuseaux neuromusculaires n'a pas été déterminé. Ces décharges indirectes sont observées surtout lorsque les fibres α rapides sont stimulées et que le muscle est soumis à une tension de repos élevée. L'augmentation de pression à l'intérieur du muscle au cours de la contraction n'est probablement pas négligeable. Il est vraisemblable que cette augmentation est susceptible d'activer les fuseaux, qui sont très sensibles à la pression exercée au niveau de la région équatoriale. On peut se demander si ces décharges fusoriales indirectes, nullement exceptionnelles, ne joueraient pas un rôle fonctionnel au cours des contractions musculaires intenses ne s'accompagnant pas de raccourcissement.

RÉSUMÉ

Les décharges des fuseaux neuro-musculaires provoquées, chez le Chat, par la stimulation de fibres motrices de muscles squelettiques, ou fibres α, ont été étudiées dans le but de déterminer leur mécanisme et de rechercher, en particulier, si certaines d'entre elles sont dues à l'innervation des fuseaux neuro-musculaires par des collatérales de ces fibres.

Ces recherches ont été faites sur le muscle premier lombrical profond du pied postérieur du Chat. Ce muscle est innervé par un petit nombre de fibres motrices α, 4 à 10 environ, ce qui permet d'étudier séparément l'action de chacune d'elles.

Les fibres motrices α de ce muscle ont une vitesse de conduction comprise, le plus souvent, entre 80 et 40 m/sec. Le temps de contraction des unités motrices qu'elles innervent est inversement proportionnel à leur vitesse de conduction.

La stimulation répétitive de fibres α uniques lentes, de vitesse de conduction inférieure à 61 m/sec est susceptible de provoquer une accélération des décharges fusoriales qui ne dépend pas de la contraction de l'unité motrice innervée par cette fibre. Lorsque la fréquence de stimulation d'une de ces fibres α lente excède la fréquence de fusion tétanique de son unité motrice, la fréquence de décharge du fuseau est plus élevée bien que la tension développée par l'unité motrice n'augmente pas. Ces accélérations fusoriales persistent en l'absence de contraction des fibres musculaires extra-fusales consécutive à l'injection de triiodoéthylate de Gallamine (Flaxédil). Ces deux observations sont considérées comme les preuves d'une innervation des fibres musculaires intra-fusales par des branches de bifurcations de fibres α lentes.

Les fuseaux neuro-musculaires peuvent être aussi activés indirectement par la contraction des fibres musculaires extra-fusales. Dans ce cas les décharges fusoriales sont proportionnelles à la tension développée par les unités motrices et disparaissent lorsque les jonctions neuro-musculaires de ces unités sont curarisées.

L'innervation α des fuseaux neuro-musculaires n'a pas été trouvée de façon constante. Elle a été seulement observée sur des animaux dont l'électroneurogramme moteur du muscle premier lombrical profond présentait des fibres de vitesse de conduction intermédiaire entre les fibres α et les fibres γ.

Vu : *Le Président de Thèse :*

YVES LAPORTE.

Vu : *Le Doyen :*

G. LAZORTHES.

Vu et permis d'imprimer :

Toulouse, le 4 juin 1963.

Le Recteur,

Président du Conseil de l'Université :

DOTTIN.

BIBLIOGRAPHIE

Appelberg, B. The effect of electrical stimulation in nucleus ruber on the response to stretch in primary and secondary muscle spindle afferents. *Acta physiol. scand.*, 1962, *56*, 140-151.

Barker, D. The innervation of the muscle spindle. *Quat. J. microscop. Sci.*, 1948, *89*, 143-186.

Barker, D., Cope, M. et Ip, M. C. The innervation of intrafusal muscle fibres in the cat. Proc. 22e congrès int. Physiol., Leyde, 1963, vol. 2, 916.

Barker, D. et Cope, M. The innervation of individual intrafusal muscle fibres. *In Symposium on Muscle Receptors*, D. Barker, ed., Hong-Kong University Press, Hong-Kong, 1962, 263-269.

Barker, D. et Gidumal, J. L. The morphology of intrafusal muscle fibres in the cat. *J. Physiology*, 1961, *157*, 513-528.

Barker, D. et Ip, M. C. A study of single and tandem types of muscle-spindle in the cat. *Proc. Roy. Soc.*, B, 1961, *154*, 377-397.

Bessou, P. et Laporte, Y. Responses from primary and secondary endings of the same neuro-muscular spindle of the tenuissimus of the cat. *In Symposium on Muscle Receptors*, D. Barker, ed., Hong-Kong University Press, Hong-Kong, 1962, 105-119.

Bessou, P., Emonet-Denand, F. et Laporte, Y. Effets de la stimulation des fibres fusimotrices γ lentes sur les terminaisons secondaires des fuseaux neuro-musculaires. *C. R. Soc. Biol.*, 1962, *156*, 1154-1158.

Bessou, P., Emonet-Dénand, F. et Laporte, Y. Occurence of intrafusal muscle fibres innervation by branches of slow α motor fibres in the cat. *Nature*, 1963, *198*, 594-595.

Bianconi, R. et Van Der Meulen, J. P. The response to vibration of the end organs of mammalian muscle spindles. *J. Neurophysiol.*, 1963, *26*, 177-190.

Boyd, I. A. Simple and compound mammalian muscle spindles. *J. Physiology*, 1959, *145*, 55-56 P.

Boyd, I. A. The diameter and distribution of the nuclear bag and nuclear chain muscle fibres in the muscle spindle of the cat. *J. Physiology*, 1960, *153*, 23-24 P.

Boyd, I. A. The motor innervation of mammalian muscle spindles. *J. Physiology*, 1961, *159*, 7-9 P.

Boyd, I. A. The nuclear-bag fibre and nuclear-chain fibre systems in the muscle spindles of the cat. *In Symposium on muscle Receptors,* D. Barker, ed., Hong-Kong University Press, Hong-Kong, 1962 a, 185-190.

Boyd, I. A. The structure and innervation of the nuclear bag muscle fibre system and the nuclear chain muscle fibre system in mammalian muscle spindles. *Philos. Trans. r. Soc.,* London, Ser. B, 1962 b, *245,* 81-136.

Boyd, I. A. et Davey, M. The groups of origin in the nerves to skeletal muscle of the γ1 and γ2 fusimotor fibres present close to, and within, mammalian muscle spindles. *In Symposium on Muscle Receptors,* D. Barker, ed , Hong-Kong University Press, Hong-Kong, 1962, 191-198.

Buller, A. J., Eccles, J. C. et Eccles, R. M. Differenciation of fast and slow muscles in the cat hind limb. *J. Physiology,* 1960, *150,* 399-416.

Cooper, S. The secondary endings of muscle spindles. *J. Physiology,* 1959, *149,* 27-28 P.

Cooper, S. et Daniel, P. M. Human muscle spindles. *J. Physiology,* 1956, *133,* 1 P.

Eccles, J., Eccles, R. et Lundberg, A. The action potentials of alpha motoneurones supplying fast and slow muscles. *J. Physiology,* 1958, *142,* 275-291.

Eyzaguirre, C. Functional organization of neuromuscular spindle in toad. *J. Neurophysiol.,* 1957, *20,* 523-542.

Eyzaguirre, C. Modulation of sensory discharges by efferent spindle excitation. *J. Neurophysiol.,* 1958, *21,* 465-480.

Granit, R., Homma, S. et Matthews, P. B. C. Prolonged changes in the discharge of mammalian muscle spindles following tendon taps or muscle twitches. *Acta physiol. scand.,* 1959, *46,* 185-193.

Granit, R., Pompeiano, O. et Waltman, B. Fast supraspinal control of mammalian muscle spindles : extra and intrafusal co-activation. *J. Physiology,* 1959 a, *147,* 385-398.

Granit, R., Pompeiano, O. et Waltman, B. The early discharge of mammalian muscle spindles at onset of contraction. *J. Physiology,* 1959 b, *147,* 399-418.

Granit, R. et Van Der Meulen, J. P. The pause during contraction in the discharge of the spindle afferents from primary end organs in cat extensor muscles. *Acta physiol. scand.,* 1962, *55,* 231-244.

HARVEY, R. J. et MATTHEWS, P. B. C. Some effects of stimulation of the muscle nerve on afferent endings of muscle spindles and the classification of their responses into types A1 and A2. *J. Physiology*, 1961 a, *156*, 470-497.

HARVEY, R. J. et MATTHEWS, P. B. C. The response of de-efferented muscle spindle endings in the cat's soleus to slow extension of the muscle. *J. Physiology*, 1961 b, *157*, 370-392.

HUNT, C. Relation of function to diameter in afferent fibres of muscle nerves. *J. gen. Physiol.*, 1954, *38*, 117-131.

HUNT, C. et KUFFLER, S. Further study of efferent small-nerve fibres to mammalian muscle spindles. Multiple spindle innervation and activity during contraction. *J. Physiology*, 1951 a, *113*, 283-297.

HUNT, C. et KUFFLER, S. Stretch receptor discharges during muscle contraction. *J. Physiology*, 1951 b, *113*, 298-315.

HUNT, C. et PAINTAL, A. Spinal reflex regulation of fusimotor neurones. *J. Physiology*, 1958, *143*, 195-212.

HUNT, C. et PERL, E. Spinal reflex mechanisms concerned with skeletal muscle. *Physiol. Rev.*, 1960, *40*, 538-579.

JANSEN, J. K. S. et MATTHEWS, P. B. C. The central control of the dynamic response of muscle spindle receptors. *J. Physiology*, 1962 a, *161*, 357-378.

JANSEN, J. K. S. et MATTHEWS, P. B. C. The dynamic responses to slow stretch of muscle spindles in the decerebrate cat. *J. Physiology*, 1961 b, *159*, 20-22 P.

KATZ, B. The efferent regulation of the muscle spindle in the frog. *J. exp. Biol.*, 1949, *26*, 201-217.

KUFFLER, S., HUNT, C. et QUILLIAM, J. Function of medullated small-nerve fibres in mammalian ventral roots : efferent muscle spindle innervation. *J. Neurophysiol.*, 1951, *14*, 29-54.

LAPORTE, Y. Fuseaux neuro-musculaires. *Proc. 22e Congrès int. Physiol.*, Leyde, 1962, vol. 1, 70-78.

LEKSELL, L. The action potential and excitatory effects of the small ventral root fibres to skeletal muscle. *Acta physiol. scand.*, 1945, *10*, Suppl. 31, 1-88.

LLOYD, D. P. C. Stimulation of peripheral nerve terminations by active muscle. *J. Neurophysiology*, 1942, *5*, 153-165.

MATTHEWS, B. H. C. Nerve endings in mammalian muscle. *J. Physiology*, 1933, *78*, 1-33.

Matthews, P. B. C. The differentiation of two types of fusimotor fibre by their effects on the dynamic response of muscle spindle primary endings. *Quart. J. exper. Physiol.*, 1962, *47*, 324-333.

Ruffini, A. On the minute anatomy of the neuromuscular spindles of the cat and on their physiological significance. *J. Physiology*, 1898, *23*, 190-208.

Rutledge, L. et Haase, J. Flexor muscle spindles and reflex firing or early discharging units. *J. Neurophysiol.*, 1961, *24*, 182-192.

Steg, G. The function of muscle spindle in spasticity and rigidity. *Acta neurol. Scand.*, 1962, *38*, Suppl. 3, 53-59.

Swett, J. et Eldred, E. Comparisons in structure of stretch receptors in medial gastrocnemius and soleus muscles of the cat. *Anat. Rec.*, 1960, *137*, 461-473.

Walker, L. B. Diameter spectrum of intrafusal muscle fibres in muscle spindles of the dog. *Anat. Rec.*, 1958, *130*, 385.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS 3

INTRODUCTION. 5

MÉTHODES

1. Description du muscle premier lombrical profond 12
2. Techniques opératoires 13
3. Procédés d'enregistrement 16

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

1. Electroneurogramme moteur du muscle premier lombrical profond 19
2. Caractères de la contraction des unités motrices 21
3. Innervation des fibres musculaires intrafusales par des collatérales de fibres lentes 23

a) Stimulation répétitive des fibres α lentes à différentes fréquences 23

b) Curarisation des fibres musculaires extra-fusales 27

4. Décharges fusoriales provoquées par la contraction des fibres musculaires extrafusales 30

DISCUSSION 32

RÉSUMÉ 37

BIBLIOGRAPHIE 39

IMPR. EDOUARD PRIVAT — 14, rue Idrac — Toulouse — 9214-6-63.
PRINTED IN FRANCE